Tome 72, nº 38 — Décembre 1965

Note sur des *Limnaea stagnalis* L. *var. lacustris* Stud. élevées dans une mare du plateau vaudois

par

Jean PIAGET

Professeur à l'Université de Genève

Avec 1 diagramme dans le texte.

Chacun sait que la *Limnaea stagnalis* donne naissance dans les grands lacs de Suisse et de Scandinavie à une variété *lacustris* dont la forme globuleuse semble en relation avec l'agitation de l'eau. Dans les endroits exposés aux vagues et à substrat caillouteux, chaque secousse conduit, en effet, l'animal à adhérer fortement à son support, d'où, pendant la croissance, un agrandissement de l'ouverture et une traction fréquente sur le muscle columellaire, ce qui tend également à raccourcir la spire.

Or, dans une étude parue en 1929 [1] nous avons pu d'abord confirmer cette explication par une analyse statistique des variations en fonction de l'agitation de l'eau en nature, par des changements de milieu au cours de la croissance et par des élevages en agitateur. Mais nous avons surtout cherché à montrer que les formes globuleuses des endroits les plus exposés du lac de Neuchâtel et du Bodan correspondaient à une race contractée, demeurant stable en aquarium et que nous avons appelée race V (une race IV un peu moins contractée habite les mêmes lacs et le Léman et les races III à I, d'allongement croissant, se rencontrent dans les baies tranquilles ou les marais).

[1] J. Piaget, 1929.

Un tel fait soulève alors un problème intéressant: si la race V s'est constituée indépendamment de toute influence du milieu, selon les interprétations du mutationnisme classique d'il y a 30 ou 40 ans, pourquoi ne l'observe-t-on pas n'importe où? Rien n'empêche, en effet, qu'elle ne conserve sa contraction en eaux stagnantes, à la manière des *Limnaea ovata*, ou *auricularia*, etc. Or, depuis le temps que l'on publie des catalogues malacologiques, on n'a signalé ces formes *lacustris* que dans certains grands lacs, les formes de marais ou d'étang étant régulièrement allongées.

A quoi notre regretté collègue Guyénot nous a répondu: « Rien n'exclut que des mutations contractées apparaissent un peu partout, au hasard et sans relation avec le milieu, mais que pour des raisons inconnues, comme par exemple une insuffisance d'oxygène ou une action nocive d'acide humique, elles soient éliminées des eaux stagnantes et ne subsistent que dans les grands lacs et précisément aux endroits agités ».

Nous avons alors fait l'expérience qui s'imposait: nous avons placé en juillet 1928 dans une mare du Plateau vaudois (au Jordillon, au-dessus de Cully à 700 m environ d'altitude) un boudin d'œufs de race V (de sixième génération en aquarium). La mare ne contenait jusque là que des *Limnaea peregra.* En septembre déjà nous avons pu récolter une vingtaine d'exemplaires adultes, d'indice 1,39 de contraction (rapport de la plus grande longueur de l'ouverture à la hauteur de la coquille) alors que l'indice de la race V est en moyenne de 1,43 en aquarium (l'indice moyen des *lacustris* est de 1,37-1,50 et celui du type de l'espèce est de 1,78). Depuis lors nous sommes allés faire quelques prélèvements périodiques jusqu'en 1943, date à laquelle la mare a malheureusement été desséchée. Mais nous sommes en possession de 527 exemplaires recueillis pendant quinze ans à l'état vivant, ou mort mais encore épidermé ou parfois déjà blanchi, et cela semble suffire pour se faire une opinion car, sur 270 spécimens récoltés en 1943 l'indice moyen de contraction était toujours de 1,39! Il nous a donc semblé utile de publier les résultats de cette petite expérience de transplantation.

§ 1. Le premier point à examiner est la relation entre les individus qui se sont développés dans la mare du Jordillon et ceux que nous avons élevés en aquarium. Rappelons (*loc. cit.*, pp. 422-3)

que ces derniers, de race V, étaient issus d'une population répandue aux environs du port d'Hauterive (lac de Neuchâtel), d'indice de contraction de 1,35 en moyenne. L'élevage en aquarium nous a donné en six générations 575 exemplaires dont la moyenne a été de 1,43 d'indice de contraction et dont le premier et le dernier quartiles ont été de 1,385 et de 1,495. Les 527 individus du Jordillon ont par contre fourni une moyenne de 1,39, un premier quartile de 1,34 et un troisième de 1,44. Voici la distribution de ces deux populations, en y ajoutant, pour comparaison, 420 exemplaires de la population mère (Hauterive-Monruz: 1,35 de moyenne, premier quartile à 1,32, troisième à 1,39):

Tableau I.

Indices de contraction	1,15	1,20	1,25	1,30	1,35	1,40	1,45	1,50	1,55	1,60	1,65	Moy.
Mare du Jordillon (527 ex.)	0	3	26	103	*181*	136	53	17	4	2	2	1,39
Aquarium (575 ex.)	0	1	8	24	98	*224*	135	61	22	2	0	1,43
Lac (Hauterive-Monruz) (420 ex.)	2	20	56	93	*152*	74	17	5	1	0	0	1,35

On constate ainsi ce fait essentiel que la population née dans la mare du Jordillon et multipliée sur place pendant quinze ans n'a rien perdu de la contraction de ses prédécesseurs en aquarium, mais présente au contraire une contraction un peu plus accentuée, intermédiaire entre la précédente et celle de la population mère vivant dans le lac: la moyenne de 1,39 est, en effet, située à mi-chemin exactement des moyennes de 1,43 et de 1,35.

Si la population du Jordillon est un peu moins contractée que celle du lac à Hauterive, c'est naturellement que, en cette station-mère, une certaine contraction phénotypique due aux vagues peut s'ajouter à la contraction génotypique, tandis que les eaux stagnantes du Jordillon ignorent ce facteur.

Par contre, si l'effet d'agitation ne se produit pas en cette mare, un autre effet est de nature à favoriser la contraction: c'est celui de reptation sur la vase, par opposition à la vie sur les plantes aquatiques. On sait à cet égard que dans les canaux où habitent

ordinairement des formes typiques allongées (moyenne: contraction 1,75 à 1,82), les dessications partielles d'automne, durant lesquelles les Limnées rampent sur la fange elle-même, produisent des formes *turgida*, *ampliata*, *gibbosa*, etc., à contractions plus fortes (*loc. cit.*, p. 313, 321, etc.), mais ne dépassant pas 1,69 à 1,65 en moyenne lorsqu'il s'agit des races II-III.

Dans le cas des phénotypes de race V, ce facteur de reptation sur la vase peut jouer un certain rôle, s'ajoutant à celui de la contraction génotypique. C'est ce qui expliquerait pourquoi la population du Jordillon est légèrement plus contractée que celle des aquariums. Effectivement nous avons récolté au Jordillon, notamment vers 1938, un certain nombre de formes à ouverture très dilatée (f. *ampliata*), dont un exemplaire a fourni jusqu'à 34,5 mm de largeur maximale de la coquille pour une hauteur de 37,8 mm. Il va de soi qu'en de tels cas, la contraction est favorisée, et même parfois à tel point qu'on observe un léger relèvement du labre ou bord supérieur de l'ouverture (cf. la var. *bodamica* Cless.), ce qui ne se rencontre pas en aquarium.

Notons, avant de poursuivre, que si le tableau I nous fournit ainsi trois distributions d'individus de même race V dont les différences phénotypiques s'expliquent par les considérations qui précèdent, rien ne nous permet par contre de décider en quoi consisterait une contraction génotypique « absolue » propre à cette race V. On n'observe, en effet, jamais directement un génotype comme tel, même en lignée plus ou moins « pure » [1] puisqu'il est toujours incarné en des formes vivant en un certain milieu et s'accompagnant donc de variations stationnelles ou phénotypiques: le génotype est simplement ce qu'il y a de commun à tous les phénotypes de même race et si nous savons que cette race V existe, c'est qu'en lignées « pures » et en conditions identiques (aquariums de mêmes formes et de mêmes dimensions), elle diffère des produits des races I à IV.

Il subsiste cependant un problème quant aux données du tableau I: si les exemplaires du Jordillon sont en moyenne plus contractés que ceux d'aquarium, pourquoi trouve-t-on en 1943 deux individus de contraction minimale ($> 1,60$), l'un de 1,67 et

---

[1] On sait aujourd'hui que la notion de pureté est toute relative et qu'en fait n'existent que des populations.

l'autre de 1,68 dépassant les limites de la variabilité en aquarium? La lignée est-elle demeurée « impure » malgré nos précautions (sélection des exemplaires les plus contractés durant cinq générations d'élevages en *aquarium*), ou bien y a-t-il eu entre 1928 et 1943 un léger glissement dans le sens d'un retour au type allongé de l'espèce? C'est ce que nous discuterons plus loin (§ 3 et 4), mais il reste d'abord à dire quelques mots de la taille des individus récoltés.

§ 2. Pour qui a l'habitude de récolter les *Limnaea stagnalis* var. *lacustris* et *bodamica* sur les rives des lacs de Neuchâtel ou de Constance, où elles sont de taille relativement petite, c'est une chose surprenante que de constater la grandeur des exemplaires de forme analogue trouvés dans la mare du Jordillon, du moins pendant les premières années. Il vaut donc la peine de décrire avec quelque précision ces variations de taille, d'autant plus que les dimensions des Limnées soulèvent, de façon générale, de curieux problèmes.

Chacun sait, par exemple, qu'en élevages où toutes les conditions peuvent être maintenues constantes sauf celle que l'on fait varier, la taille des Limnées dépend de la grandeur de l'aquarium et reste d'autant plus petite que celui-ci est moins volumineux. En nature on observe un phénomène sans doute comparable dans le cas des petites var. *arenaria* habitant ces mares exiguës et peu profondes, mais l'on ne saurait alors déterminer le rôle éventuel de la nourriture (ou de la température, etc.). Par contre, à comparer les formes de lacs et de marais le problème commence à se compliquer, puisque les lacs sont bien plus vastes: or, les var. *lacustris*, etc., sont plus petites que les formes allongées d'eau stagnantes, sans que la contraction des premières explique cette inégalité; rien n'empêcherait, en effet, ces formes à courte spire mais à ouverture d'autant plus grande d'atteindre les tailles respectables des var. *turgida* Mke, *intermedia* Godet, etc.

Voici donc quelques données comparatives concernant les *lacustris* du Jordillon (par tranches de 100 à 180 selon les années) et les populations mères ou analogues, mais sans nous occuper des petites formes d'aquarium qui n'ont pas d'intérêt à cet égard. Nous y avons ajouté les tailles de 130 exemplaires d'une mare située sur la grève, à Hauterive et qui comprend une population

sur laquelle nous reviendrons (sous § 3), bien distincte de la race V du Jordillon, mais de grandeur analogue:

TABLEAU II.

Hauteurs (en mm)	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39	41	43	45	Médians
Hauterive, lac (120 ex. à 1,35)	1	2	9	15	23	*28*	19	12	7	2	2	0	0	0	0	27
Cortaillod (120 ex. à 1,38)	4	8	11	14	*28*	18	14	12	7	3	0	1	0	0	0	62
Jordillon 1928-37 (120 ex.)	0	0	0	1	1	2	9	14	28	*33*	19	9	4	0	0	35
Jordillon 1938 (100 ex.)	0	0	0	1	3	4	6	22	*26*	18	15	3	3	0	0	34
Jordillon 1943 (186 ex.)	0	0	0	1	8	20	34	*46*	40	18	8	9	2	0	0	32
Mare d'Hauterive (130 ex. à 1,54)	0	0	2	4	5	11	13	21	*22*	*23*	14	6	5	3	1	34

On constate ainsi une forte différence de taille entre les individus de la population mère (ou d'une population du même lac mais d'indice de contraction de 1,38 voisin de celui du Jordillon) et la population de même race qui s'est développée dans la mare du Jordillon: les médians caractéristiques sont en effet, de 32-35 contre 26-27. Par contre la taille atteinte au Jordillon est de même ordre de grandeur que celle d'individus vivant dans une mare à Hauterive à 100 m environ de l'endroit où ont été recueillis, mais dans le lac même, les ancêtres de la lignée du Jordillon: or cette mare située sur la grève ne contient que des individus, ou de race IV, ou, ce qui est plus probable, de races III-IV-V mêlées.

On remarque, d'autre part, que la population du Jordillon a légèrement changé de taille entre 1928-1937 et 1943, dans le sens d'un rapetissement progressif. Ce fait est sans doute dû au rétrécissement de la mare, qui a malheureusement été comblée peu à peu jusqu'au jour où elle l'a été complètement. Ce changement de taille nous conduit à chercher s'il n'y aurait pas eu également une variation dans l'indice ou le coefficient de contraction, ce qui est important quant au problème que nous nous posons en cet article de la possibilité de survie des races contractées en eaux stagnantes avec conservation de cette contraction même.

Notons auparavant que, au point de vue de la couleur, la population du Jordillon a conservé jusqu'en 1943 l'albinisme relatif qui caractérise les var. *lacustris* et *bodamica*.

§ 3. Il convient de répartir nos 527 individus du Jordillon en deux groupes suffisamment larges, les 257 exemplaires recueillis entre 1928 et 1938 et les 270 récoltés en 1943 et de comparer les distributions respectives de leurs indices de contraction à un échelon plus fin qu'au tableau I [1]. Nous y ajouterons pour comparaison les indices des 130 spécimens de la mare d'Hauterive (moyenne 1,54) dont il a été question au tableau II. (Voir le tableau III.)

On constate effectivement l'existence d'un léger déplacement entre la première distribution du Jordillon et la seconde: un peu moins d'individus entre les indices 1,20 et 1,32 et un peu plus entre 1,47 et 1,68 avec surtout l'apparition de cinq individus allongés de 1,56 à 1,68. Serait-ce donc le signe d'un retour progressif au type allongé de l'espèce *stagnalis*?

Mais, en premier lieu les courbes de distribution gardent une allure très voisine, avec une même moyenne de 1,39; et, sauf en ce qui concerne les extrêmes, la distribution de 1943 demeure plus proche de celle de la population mère dans le lac à Hauterive que de celle de ses descendants en aquarium (tabl. I).

En second lieu les différences entre les distributions de 1928-1938 et 1943 vont de pair avec un changement de taille (tabl. II) et avec la disparition des nombreux phénotypes de forme *ampliata* et presque *bodamica*: à considérer l'aspect qualitatif des individus récoltés nous nous attendions donc à un déplacement sensible de la moyenne des indices de contraction et avons été surpris de retrouver la valeur constante de 1,39. On peut ainsi attribuer les changements observés à un rétrécissement de la mare, qui a conduit à des modifications phénotypiques orientées dans le sens de celles que l'on constate en aquarium (tabl. I).

En troisième lieu, la chance nous a permis de comparer la population du Jordillon à celle d'une petite mare autrefois située sur la grève à Hauterive (derrière le cordon littoral), à 100 m de la station de lac d'où est issue la lignée du Jordillon: or, la différence des distributions entre les *lacustris* de cette mare d'Hauterive et celles du Jordillon est frappante et parle nettement en faveur de la stabilité de la lignée du Jordillon.

---

[1] Le tableau I ne comporte qu'un échelon de 5 pour rendre la comparaison possible avec les six générations élevées en aquarium, dont les représentants étaient trop peu nombreux pour permettre un échelon de 3 (*loc. cit.*, p. 422).

TABLEAU III.

Indices de contraction	1,20	1,23	1,26	1,29	1,32	1,35	1,38	1,41	1,44	1,47	1,50	1,53	1,56	1,59	1,62	1,65	1,68	1,71
Jordillon 1928-1938 (257 ex.)	1	4	7	23	40	47	*54*	41	27	6	4	3	0	0	0	0	0	0
Jordillon 1943 (270 ex.)	0	1	4	17	34	50	*68*	37	26	15	7	6	1	1	1	1	1	0
Mare d'Hauterive (130 ex.)	0	0	0	0	1	2	4	6	8	12	17	*21*	18	16	15	7	2	1

Mais il reste, en quatrième lieu, les cinq exemplaires de 1,56 à 1,68 trouvés au Jordillon en 1943 sans équivalent en 1928-1938. Seulement deux circonstances atténuent sensiblement la valeur de cette constatation. La première est que, à comparer les formes de race V d'aquarium à celles du lac, on constate déjà l'existence d'extrêmes orientés dans ce sens dans la courbe des fréquences (jusqu'à 1,64 dans la deuxième en aquarium: tableau I et *loc. cit.*, p. 423). La seconde est que rien ne prouve, malgré nos sélections, que la lignée d'Hauterive-Jordillon soit entièrement pure. La raison en est que la station d'où proviennent les individus-souches de cette lignée est située à 200 m environ du petit port d'Hauterive où vit une population de 1,55 d'indice de contraction (donc de race IV ou mélangée) et que, entre deux se trouve sur la grève la mare à individus de 1,54 en communications temporaires avec le lac. D'autre part, rappelons que, juste en-dessous de la zone littorale où habitent les var. *lacustris* Stud. et *bodamica* Cless. s'étend une zone sublittorale occupée par une petite variété allongée, que nous avons appelée *Bollingeri*: or les croisements et les intermédiaires sont fréquents entre ces var. *lacustris* et *Bollingeri*, ce qui conduit également à douter de la pureté des populations sur lesquelles on travaille. Il est donc difficile d'invoquer ces cinq exemplaires de 1,56 à 1,68 (sans discontinuité avec les autres) comme indice d'un retour au type *stagnalis* allongé de l'ensemble de la population du Jordillon, alors que la partie centrale des fréquences ne se déplace pas.

§ 4. Il est alors utile, pour compléter cette discussion, de comparer maintenant la population du Jordillon à l'ensemble des distributions des individus lacustres et non-lacustres, ce qui nous permettra de poser le problème en sa généralité. Voici donc un dernier tableau, comprenant à l'échelon de 3 les indices de contraction de 7 600 individus de la faune littorale des lacs de Suisse romande, 8 000 individus d'eaux stagnantes indépendantes des lacs, 1 000 individus de mares communiquant avec les lacs (ou des mares très proches comme celle d'Hauterive) et les 527 individus du Jordillon:

On constate d'abord que la distribution des formes du Jordillon est presqu'entièrement comprise dans les deux premiers quarts des formes de lac littorales, ce qui constitue un premier résultat essen-

TABLEAU IV.

Indices de contraction	1,14	1,17	1,20	1,23	1,26	1,29	1,32	1,35	1,38	1,41	1,44	1,47	1,50	1,53	1,56	1,59
Individus non-lacustres (8 000) . .	0	0	0	0 0	0	0	0	0	0	0	1	2	5	20	52	120
Individus lacustres (7 600)	3	8	32	65	126	200	302	409	513	630	692	*742*	*743*	704	642	530
Mares du littoral [1] (1 000) . .	0	0	0	0	0	0	0	1	5	8	17	29	78	89	103	*135*
Mare du Jordillon (527) . . .	0	0	1	5	11	30	74	97	*122*	78	53	21	11	9	1	1

Indices de contraction	1,62	1,65	1,68	1,71	1,74	1,77	1,80	1,83	1,86	1,89	1,92	1,95	1,98	2,01	2,04	2,07	2,10
Individus non-lacustres (8 000)	257	440	658	870	1 042	*1 100*	1 053	853	646	434	237	128	54	22	6	3	1
Individus lacustres (7 600) .	422	325	267	191	150	94	26	23	22	19	9	6	4	3	2	1	1
Mares du littoral [1] (1 000)	*132*	*134*	94	68	41	23	20	5	4	3	2	2	2	2	1	1	1
Mare du Jordillon (527)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

[1] Ou mares communiquant avec les lacs.

tiel. En second lieu ces formes échappent presque totalement au domaine des variations non-lacustres: le premier millésile de ces formes d'eau stagnante étant de 1,529 (sur 65 000 exemplaires en tout: *loc. cit.*, p. 311), il n'y a donc que 14 spécimens du Jordillon, soit le 2,6%, qui franchissent cette frontière minimale. En troisième lieu et surtout, la distribution des formes du Jordillon est nettement distincte de celle des mares communiquant avec les lacs ou des mares situées derrière le cordon littoral, comme nous l'avons vu au tableau III pour celle de la grève d'Hauterive. Or, ce dernier résultat nous paraît décisif, car il montre que, en quinze ans, c'est-à-dire en une vingtaine de générations [1], une lignée de race V conserve en eaux stagnantes et en conditions naturelles des caractères sensiblement différents de ceux que d'autres races (notamment IV et III) peuvent présenter en des situations beaucoup plus proches des stations proprement lacustres.

§ 5. *Conclusion.* — Le but de cette expérience de transplantation était de montrer qu'un génotype contracté de *Limnaea stagnalis*, comme il s'en est constitué dans les seuls endroits les plus exposés aux vagues des lacs de Neuchâtel et de Constance, etc., peut survivre en eaux stagnantes et y conserver son caractère de contraction. Ainsi tombe l'hypothèse selon laquelle de tels génotypes de race V pourraient apparaître partout au hasard mais seraient éliminés des marais ou des mares pour des raisons variées excluant sa survie en de tels milieux.

Une autre hypothèse pour expliquer la localisation apparemment si spéciale de nos génotypes de race V consisterait à supposer que des mutations contractées surgissant n'importe où seraient en fait partout « dominées » lors de leurs croisements avec les formes allongées. Mais nous avons pu montrer (*loc. cit.*, p. 427) que le croisement des races I et V n'aboutissait pas à une dominance mais à la production d'une première génération d'intermédiaires avec possibilité de ségrégation ultérieure. Si la race V apparaissait n'importe où, son développement devrait donc au moins entraîner, en cas de croisements, des déviations notables des indices de contraction en eaux stagnantes, ce que l'on n'a pas observé jusqu'ici. Pourquoi, d'ailleurs ne rencontrerait-on jamais de ces formes

[1] Cinq au *minimum* et trente au *maximum*.

contractées à l'état pur, comme on recueille des races I *(subula)* sans croisements ni mélanges?

Au vu des résultats de l'expérience du Jordillon il nous paraît donc plus difficile encore qu'auparavant d'expliquer, sans recourir sous une forme ou une autre aux influences du milieu, pourquoi la race V ne se produit qu'aux endroits agités des grands lacs, alors qu'elle pourrait aussi bien vivre partout ailleurs.

Qu'on nous permette à ce sujet une remarque oubliée lors de notre étude de 1929 et qui nous est venue à l'esprit tôt après sa parution [1]. La race V a été trouvée en Suisse dans les seuls lacs de Neuchâtel et de Constance, tandis que le Léman ne semble connaître que la race IV (un peu moins contractée), comme ceux de Bienne et de Morat [2], et que les grands lacs des Quatre-Cantons, de Zurich, de Lugano, de Côme, etc., ignorent les formes contractées (les formes allongées ou *turgida* qui les habitent sont alors confinées dans les baies tranquilles et dans les phragmitaies fangeuses). Or, outre les facteurs d'exposition aux vents, etc., que nous avions mentionnés pour expliquer ces différences, il en est un qui est fondamental: c'est la présence, dans le complexe agitation-substrat, de rives non seulement caillouteuses mais encore d'inclinaison assez faible pour que les vagues agissent sur une large surface. Lorsque la profondeur de l'eau augmente trop rapidement, ou bien les Limnées sont rares ou elles trouvent un refuge rapide en descendant quand les vagues deviennent fortes, tandis que sur une pente caillouteuse et faiblement inclinée les conditions sont optimales pour une action de cinétogenèse. Il semble alors évident que de telles conditions sont précisément réalisées au *maximum* dans le Bodan et le lac de Neuchâtel, tandis qu'elles le sont au *minimum* dans les lacs subalpins.

Cela dit, les données du problème soulevé par nos Limnées sont les suivantes:

1. La contraction phénotypique s'explique aisément, dans la nature, par un effet de cinétogenèse en fonction du complexe agitation × substrat.
2. Dans les stations lacustres où cette contraction phénotypique est maximale, et seulement dans celles-là (qui coïncident donc

[1] Et peut-être sur la suggestion de J. Favre.
[2] Ou une forme intermédiaire entre IV et V (voir *loc. cit.* p. 525).

avec les conditions optimales agitation $\times$ substrat) on trouve un génotype (race V) orienté dans le même sens.

3. Cette modification héréditaire pourrait se produire n'importe où [1], puisque rien n'empêche une forme contractée de vivre en eaux stagnantes (comme le prouvent les tableaux I et III-IV): or on ne l'a signalée nulle part sauf précisément dans les conditions de n° 2.
4. Peut-on alors admettre, d'un point de vue probabiliste, que l'apparition de génotypes contractés se produise par hasard sur les seuls points où une contraction phénotypique maximale résulte de l'agitation de l'eau par cinétogenèse ou existe-t-il une liaison causale entre ces contractions phénotypique et génotypique?

C'est là un simple cas particulier de ces situations innombrables où une variation d'abord non héréditaire semble ensuite se fixer. Mais l'intérêt de ce cas particulier est qu'ici tout paraît se passer en un domaine simplement mécanique: celui des mouvements de l'animal au cours de sa croissance et des répercussions de cette motricité sur la forme de la coquille [2]. L'action apparente du milieu sur la forme héréditaire n'en est que plus frappante.

En notre article de 1929 nous appelions donc de nos vœux la venue d'une position théorique susceptible de constituer un *tertium* entre le lamarckisme, qui expliquait tout par le milieu mais n'a pas été vérifié par l'expérience, et le mutationnisme classique, qui ne disposait que des seules notions de variations atomistiques aléatoires, sans relations avec le milieu, et de leur sélection après coup, par mort ou survie des organismes porteurs de telles variations. Or, il semble que l'on soit en voie aujourd'hui de s'acheminer vers une telle position conciliatrice, grâce à la génétique des populations et aux travaux particulièrement frappants de C.H. Waddington (1957). Il peut donc être intéressant de situer notre problème en de telles perspectives.

---

[1] Ou tout au moins dans tous les lacs, ce qui est loin d'être le cas (lacs insubriens, etc.).

[2] Voir au sujet d'un tel problème général l'intéressant article de E. Binder (1963). Nous saisissons cette occasion pour remercier très vivement notre collègue Binder pour toutes les informations qu'il a bien voulu nous communiquer.

I. Le génome n'apparaît plus actuellement comme une collection d'éléments discontinus ou atomiques agissant isolément, mais comme un système organisé et surtout fonctionnel, tel qu'un gène n'agit jamais seul et qu'il existe, en plus des gènes structuraux, des gènes régulateurs ou modificateurs (on distingue d'ailleurs les unités de mutations, les unités de recombinaison et celles de fonction ou cistrons). Ce système est en continuelle disponibilité active, puisque les mutations vraies (distinctes des déficiences irrécupérables) ont un taux constant, en moyenne (n pour la mutation directe, v pour son inverse avec équilibre mobile variable) et constituent une sorte de scanning [1] ou de production spontanée et combinatoire de toutes les possibilités compatibles avec le système. Les génomes sont en outre des systèmes comportant diverses formes d'équilibre, des déséquilibres et des rééquilibrations avec compensations possibles des mutations défavorables (cf. l'expérience classique de Dobzhansky et Spassky).

Inutile de rappeler l'activité synthétique des gènes au cours du développement ontogénétique, échelonnée dans le temps et dans l'espace grâce à des jeux d'activations et d'inhibitions dont on commence à peine à entrevoir les mécanismes complexes.

II. La sélection, de son côté, n'est plus conçue aujourd'hui comme un simple triage absolu, mais comme l'ensemble des processus qui modifient les proportions du génome, conçues en tant que probabilités de survie ou d'adaptation. La sélection, qui atteint finalement les gènes régulateurs autant que les structuraux, dépend de deux facteurs, généralement conjoints:

1. Les facteurs indirects (appelés aussi externes) ou d'élimination·
2. Les facteurs directs (appelés parfois internes), tels que la longévité, la vigueur, la plasticité, etc., dépendant naturellement du milieu comme de l'organisme.

Mais surtout, comme y a insisté Waddington, la sélection ne porte jamais immédiatement sur les gènes, mais exclusivement sur les phénotypes en tant qu'interactions entre le génome et le milieu. D'un tel point de vue la sélection est un choix des meilleures « capacités de réponses au milieu ».

[1] Cette excellente expression est de E. Binder.

Au total, la sélection constitue donc une modification de l'équilibre du système génétique, procédant d'une façon comparable à celles dont on concevait autrefois l'action d'un facteur extérieur sur l'organisme, mais substituant à l'action causale simple une action de forme probabiliste sur les proportions d'une pluri-unité. En d'autres termes, le caractère qui s'ajoute ou se retranche est conçu, non plus comme l'expression d'une adjonction ou d'un retranchement absolu, mais comme le résultat d'un changement de proportions dans un système organisé. C'est pourquoi on ne parle souvent plus de « mutation nouvelle » mais d'une rééquilibration nouvelle qui modifie le système génétique en sa totalité [1] (il faut d'ailleurs bien réserver aussi l'apparition possible de gènes nouveaux, puisque leur nombre est variable selon les groupes).

III. Il résulte de ce qui précède que l'on peut distinguer deux sortes d'actions possibles du milieu sur le système génétique, qui se relient d'ailleurs l'une à l'autre de façon continue. Supposons un système génétique G, comportant par rapport à un milieu M modifié en M' trois groupes d'éléments (structuraux, régulateurs, etc.): A, etc., neutres; B, etc., favorables et C, etc., défavorables. Les deux sortes d'actions possibles du milieu M' sont alors les suivantes:

1. La sélection au sens indirect (II sous 1) élimine les phénotypes dans lesquels prédominent les C sur les B et favorise ceux de proportion inverse; c'est-à-dire élimine les individus à caractères c (issus de C, etc.) développés et à caractères b (issus de B, etc.) peu développés, et favorise les individus à caractères inverses.

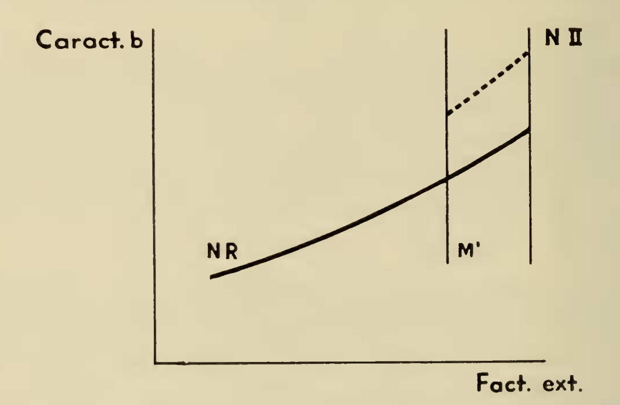
2. Mais cette mort ou cette survie des phénotypes (valeurs adaptatives w de 0 à 1) n'est que l'aboutissement, à un stade quelconque, d'une croissance continue des individus et celle-ci pourrait déjà donner lieu au même processus, mais sous une forme plus directe: les facteurs B, etc., peuvent bénéficier d'un fonctionnement renforcé par le milieu dans la production des caractères b, tandis que le fonctionnement des éléments C peut être constamment inhibé dans la production des carac-

[1] Et cela d'autant plus que la notion de mutation semble céder le pas, en importance, à celle de la « recombinaison des gènes ».

tères *c* à cause des obstacles opposés par le milieu pendant la croissance. Cette modification des « réactions » correspond à ce que Waddington appelle la « réponse » des génotypes à une « tension » (stress) du milieu; elle aboutit à une rééquilibration se manifestant par un changement de proportions, équivalant donc à ce que donne la sélection directe (sous II 2).

Ce processus 2 n'est que l'expression de la formation de phénotypes adaptés, mais il reste à distinguer le cas où l'équilibre atteint demeure momentané (spécial aux individus) et celui où il devient stable par « assimilation génétique ». Et la question demeure d'établir si cette assimilation génétique peut résulter de ces processus de forme 2 ou si elle exige une sélection par élimination (III 1 ou II 1).

IV. On appelle « norme de réaction » ou norme adaptative d'un génotype ou d'une population l'ensemble des phénotypes qu'ils peuvent produire dans les milieux occupés, en fonction de la variation de l'un des facteurs de ce milieu (voir la fig. 1, sous *NR*). Dans le cas où un milieu restreint *M'* est séparé des autres à l'extrémité de la norme de réaction (voir sur la fig. 1, les deux barres



verticales encadrant *M'*), on assiste alors à un déplacement de la norme de réaction dans le sens du renforcement du caractère *b* (voir *N* II en pointillé) [1]. C'est le cas de nos Limnées en eau agitée.

[1] Dans le cas de la fig. 1 (dont le schéma est suggéré par E. Binder), on aurait en abscisse l'augmentation de l'agitation de l'eau et en ordonnée (caractère *b*) la contraction progressive de la spire (de 189 à 1,31 mais en montant).

Ce déplacement (N II) peut résulter de deux processus, agissant l'un sans l'autre ou de façon conjointe:

1. Le premier est la sélection par élimination (voir III sous I): les phénotypes à caractères *c* non favorables (allongement de la spire) sont éliminés, ceux à caractères *b* (contraction) sont favorisés et les croisements entre un certain nombre de porteurs de *b* donnent un déplacement de la norme parce que, en situation habituelle, ils sont noyés dans la masse des variations de toutes sortes, d'où une faible proportion de caractère *b*, tandis qu'avec la sélection par élimination, les proportions changent et le caractère *b* devient prégnant.

2. Mais le même résultat peut être atteint par un processus de forme III 2. Pendant toute la croissance de l'animal les actions des gènes C, etc., sont bloquées par les résistances du milieu et les actions des gènes B, etc., sont favorisées. Comme l'action morphogénétique des gènes constitue un processus fonctionnel continu (action de l'ADN sur l'ARN sous ses diverses formes et de là sur les protéines) les résistances et les renforcements systématiques dus au milieu ne peuvent qu'obliger à des rééquilibrations de proche en proche dont nous ne savons pas jusqu'où elles remontent dans la direction du génome: il peut donc se produire une « réponse » génétique au sens de Waddington, et, passé un certain seuil, une « assimilation génétique » au sens d'une consolidation.

La différence entre ces deux processus possibles 1 et 2 est que, en 1, il y a préformation des caractères nouvellement apparus et que, en 2, la rééquilibration peut se traduire par une réorganisation et une « réponse » nouvelles.[1]

V. L'exemple de nos *Limnaea stagnalis* var. *lacustris* fournit quelques indices en faveur de la solution 2: en effet, du moment

[1] Certes, il est d'usage de maintenir une opposition plus ou moins radicale entre l'activité synthétique du génome, intervenant au sein du « système épigénétique », donc susceptible de variations en interaction avec le milieu, et la structure même du génome, invariante à ce second point de vue. Mais si l'on exclut à la fois une préformation intégrale des variations nouvellement apparues et un mode de formation entièrement aléatoire, il ne reste qu'à faire appel à ce processus III 2 (en plus de III 1), en dehors duquel la notion de « réponse » perd sa signification.

que la race V contractée peut vivre dans les étangs comme au Jordillon, et pas seulement dans les lacs, et que la race III encore allongée donne dans les lacs des variations individuelles très suffisamment contractées pour vivre sur des grèves agitées (mais sans conserver leur contraction en aquarium), on voit mal comment aurait procédé la sélection par seule élimination (de type 1). On voit encore plus mal comment les deux races lacustres IV et V, de contraction croissante, se seraient différenciées par élimination seulement (sélection de type 1) alors que la contraction de la race IV est largement suffisante pour assurer la survie aux endroits les plus agités; au contraire une sélection « directe » ou de type 2 résulterait facilement d'une action cumulative du milieu.

On répondra certes que ce ne sont pas là des preuves et que pour voir si les races IV et V n'étaient pas préformées dans les populations de marais il eût au moins fallu introduire dans la mare du Jordillon des races I à III et examiner si la population ainsi mêlée avec la race V aurait ou non dépassé la norme habituelle de réaction. C'est ce que nous aurions naturellement fait si la mare n'avait pas été asséchée.

A défaut de ce contrôle, un examen détaillé des distributions en nature est déjà instructif. A cet égard trois remarques s'imposent:

a) La distribution des stations non-lacustres s'étend, au point de vue de l'indice de contraction, de 1,65 à 1,89 (moyennes des populations par station sur 209 stations de Suisse romande) avec donc un écart de 0,24 entre les extrêmes. Celle des stations lacustres descend jusqu'à 1,31 (lac de Neuchâtel) ce qui comporte un dépassement de 0,34 par rapport aux stations précédentes (1,65—1,31 = 0,34), supérieur à 0,24. Il est ainsi douteux que les formes lacustres contractées de races IV et V résultent d'un simple triage parmi des variations préformées et ne constituent pas une « réponse » nouvelle au sens où Waddington dit que toute modification du système des gènes est une réponse à une tension du milieu.

b) Les populations contractées de races IV et V ne sont pas séparées de celles de races allongées comme le sont celles d'étangs ou de lacs distants de quelques kilomètres: non seulement la race III donne, comme on vient de le rappeler, des phénotypes contractés, mais encore les populations littorales *lacustris* (IV) ou

bodamica (V) sont en contact constant avec les populations sub-littorales allongées de var. *Bollingeri.* A la page 338 de notre étude de 1929 on trouve un tableau de 600 exemplaires de la Pointe-du-Grain (lac de Neuchâtel) dont la courbe bimodale (modes à 1,35 et 1,70-1,75) donne tous les intermédiaires entre 1,20 et 2,10 et entre les deux modes *lacustris-bodamica* et *Bollingeri.* Or, comme rien n'empêche la race III dont est sans doute issue la var. *Bollingeri* de fournir des variations individuelles contractées, une sélection procédant uniquement par éliminations est ici peu probable, tandis que la sélection de type 2 l'est bien davantage.

c) Pour en revenir aux races IV (*lacustris* du Léman, des lacs de Bienne et de Morat et d'un grand nombre de stations du lac de Neuchâtel) et V (*Bodamica* du Bodan et des grèves les plus exposées du lac de Neuchâtel), la première fournit en nature des populations de 1,40 à 1,45 en général de moyennes mais peut se contracter jusqu'à 1,37 (Crans au Léman, etc.), et la seconde des populations de 1,30 à 1,40 et un peu plus. Comment donc admettre qu'entre deux populations de races IV et V à moyennes égales de 1,37 à 1,40 la sélection ait pu résulter d'une simple élimination? Tout semble indiquer, au contraire, en cette situation que le changement de proportions du système génétique résulte d'une « réponse » au sens de Waddington, acquise fonctionnellement par les phénotypes et qui s'accentue en passant de la race IV à la race V.

BIBLIOGRAPHIE

Binder, E. 1963. *La forme et l'espace.* Musées de Genève, nº 36.

Piaget, J. 1929. *L'adaptation de la Limnaea stagnalis aux milieux lacustres de la Suisse romande.* Rev. suisse Zool. 36: 263-531, pl. 3-6.

Waddington, C. H. 1957. *The Strategy of the Genes.* Allen and Unwin (London).